第 37 卷第 21 期　　生　态　学　报　　Vol.37,No.21
2017 年 11 月　　ACTA ECOLOGICA SINICA　　Nov.,2017

DOI: 10.5846/stxb201608191705
刘彦春,张克胜,尚晴,马远超,管勇,琚煜熙.鸡公山典型落叶阔叶林土壤呼吸对食叶虫灾爆发的响应.生态学报,2017,37(21):7286-7292.
Liu Y C, Zhang K S, Shang Q, Ma Y C, Guan Y, Ju Y X.Effect of a defoliator plague on soil respiration in a typical deciduous broadleaf forest on Jigong Mountain.Acta Ecologica Sinica,2017,37(21):7286-7292.

鸡公山典型落叶阔叶林土壤呼吸对食叶虫灾爆发的响应

刘彦春[1],张克胜[1,2,*],尚　晴[3],马远超[4],管　勇[4],琚煜熙[5]
1 河南大学生命科学学院 河南省全球变化生态学国际联合实验室,开封　475004
2 洛阳理工学院,洛阳　471023
3 黄河水利职业技术学院,开封　475004
4 信阳市南湾实验林场,信阳　464031
5 河南省鸡公山国家级自然保护区管理局,信阳　464134

摘要:土壤呼吸是陆地生态系统碳循环的关键环节之一。随着极端气候事件的频发,森林虫害的发生频率和强度也趋于增加,森林虫害爆发已经是影响森林生态系统碳循环过程的一种重要的自然干扰。气候过渡带典型森林生态系统虫灾的爆发是否会影响土壤的碳排放过程目前仍不清楚。本研究利用鸡公山地区麻栎-枫香混交林大规模爆发食叶性害虫的机会,比较虫灾爆发当年(2014)与正常年份(2015)的土壤碳排放通量,以阐明森林虫灾爆发对土壤碳排放通量的影响。结果表明:虫灾爆发当年7、8、9、10 月份土壤平均温度比正常年份相应各月份分别高 0.26、0.51、0.83、0.07 ℃,土壤呼吸分别显著提高了129.9%、77.1%、61.6%和 58.9%。虫灾爆发年份生长季的平均土壤呼吸为 3.55 μmol m^{-2} s^{-1},比正常年份(2.77 μmol m^{-2} s^{-1})高 36.2%;生长季期间的平均土壤异养呼吸比正常年份增加了 29.7%。该研究表明森林食叶虫害的爆发至少在短期内可导致森林土壤碳排放量呈显著的增加趋势,近而对森林生态系统土壤碳库积累产生重要影响。因此,充分认识病虫害对森林生态系统的干扰和影响,将有助于陆地生态系统碳循环的准确估算和模拟。

关键词:麻栎林;气候过渡带;碳排放;异养呼吸;温度

Effect of a defoliator plague on soil respiration in a typical deciduous broadleaf forest on Jigong Mountain

LIU Yanchun[1], ZHANG Kesheng[1,2,*], SHANG Qing[3], MA Yuanchao[4], GUAN Yong[4], JU Yuxi[5]
1 *International Joint Research Laboratory for Global Change Ecology, School of Life Science, Henan University, Kaifeng* 475004, *China*
2 *Luoyang Institute of Science and Technology, Luoyang* 471023, *China*
3 *Yellow River Conservancy Technical Institute, Kaifeng* 475004, *China*
4 *Xinyang Nanwan Forest Farm, Xinyang* 464031, *China*
5 *Administrative Bureau of Jigongshan Mountain Nature Reserve, Xinyang* 464134, *China*

Abstract: Soil respiration is a critical pathway of carbon (C) cycling in terrestrial ecosystem. It is projected that the frequency and severity of forest pest outbreaks will increase as a consequence of increasing extreme climatic conditions. The outbreak of forest pests has been considered as one of the predominant natural disturbances affecting the C cycling of forest ecosystems. However, it remains unclear whether forest pest outbreaks will affect the emission of CO_2 from forest soils in the climatic transitional zone. Based on an outbreak of a defoliator (*Lampronadata cristata* and *Ochrostigma albibasis*) in a

基金项目:国家自然科学基金 (31600379); 河南省高等学校重点科研项目(17A180001)
收稿日期:2016-08-19;　　**网络出版日期**:2017-07-11
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: lyzhks@ 126.com

Quercus acutissima-Liquidambar formosana mixed forest on Jigong Mountain, we compared the soil respiration between the pest plague (2014) and the following normal year (2015), in order to determine the effects of the forest pest on soil CO_2 emission. We found that soil temperatures during July, August, September, and October in the pest plague year were 0.26 ℃, 0.51 ℃, 0.83 ℃, and 0.07 ℃ higher than those investigated in 2015, respectively, and soil respiration was increased by 129.9%, 77.1%, 61.6% and 58.9%. The mean soil respiration during the growing season in the pest plague year was 3.55 μmol m^{-2} s^{-1}, which was 36.2% higher than that observed in the normal year (2.77 μmol m^{-2} s^{-1}). The heterotrophic respiration during the growing season in pest plague year was 29.7% higher than that in the normal year. Therefore, the present study demonstrates that forest pest outbreaks can significantly increase soil CO_2 emissions at least in the short term. A better understanding of the effects of forest pests on forest ecosystems is needed for accurate estimations and modeling of terrestrial ecosystem C cycling.

Key Words: oak forest; climatic transitional zone; soil CO_2 emission; heterotrophic respiration; soil temperature

森林生态系统是陆地生物圈中碳储量最大的植物群落,其对于调节全球的碳循环过程发挥着重要的作用[1-2]。森林生态系统中土壤碳含量相当于全球土壤碳储量的 73%[3],是陆地生态系统中最大的碳库。土壤呼吸是陆地生态系统碳循环的关键环节之一,全球土壤呼吸每年向大气排放约 75—98 Pg C[4-5],相当于人类每年燃烧的化石燃料 10 倍之多[4-6]。土壤呼吸的强弱受到非生物因子如温度、水分和养分[6-8]以及生物因子如土壤微生物和植物代谢[9-10]等的综合调控。

森林虫害爆发成为影响森林生态系统服务功能和林业可持继发展的重要干扰之一[11-12]。据估算,全球受虫害影响的森林面积约有 34×10^6 hm^2[13],中国是受森林虫害影响较重的国家之一。尤其是近几年来,随着全球气候变化的加剧而日趋严重,以 2005 年为例,中国受虫害干扰的森林总面积达到 3.152×10^6 hm^2,是 1990 年森林虫害干扰面积的 7.8 倍[13]。森林虫害爆发的规模和强度已经成为影响区域乃至全球碳收支格局以及碳源/汇角色的重要因素[14]。森林虫害爆发的当年至数十年之内,森林生态系统的固碳潜力呈现大幅的降低[15]。当发生虫害时,林木生长速率会减慢,从而直接降低生态系统的初级生产力[16];而随着虫害程度的加剧,部分树木甚至死亡,枯死有机物质进入分解过程,也会释放大量的 CO_2。因此,生态系统总初级生产力的降低和生态系统呼吸的增加造成森林生态系统净生产力和碳储量的降低[16-17]。除了对地上植物的直接干扰以外,森林虫害还可能会对林地土壤产生重大的影响。以食叶性害虫为例,当其大规模爆发时,植物叶片被大量取食,从而会显著降低林冠叶面积指数,增加地表光照强度[11]。害虫粪便直接归还到林地地表,对土壤起到施肥效应,提高土壤养分的可利用性[18-19],从而调节生态系统土壤的碳氮循环过程。目前,关于森林虫害对森林碳循环过程影响的研究主要集中于其对地上植物生理活动及生物量的影响[11,16],却很少关注到虫害爆发对土壤碳排放速率的影响。

本研究以我国北亚热带—暖温带气候过渡区的典型落叶阔叶林(麻栎—枫香混交林)为研究对象,针对 2014 年该区域以黄二星舟蛾(*Lampronadata cristata*)和栎褐天社蛾(*Ochrostigma albibasis*)为主的食叶性害虫的大规模爆发而展开实验调查,通过对比害虫爆发当年(2014 年)与正常年份(2015 年)之间的土壤碳排放速率,揭示森林虫害爆发对土壤呼吸的影响,为深入理解森林虫害对于森林生态系统碳循环的影响提供科学依据。

1　研究区概况

研究地点位于河南省信阳鸡公山国家级自然保护区(31°46′—31°51′ N,114°01′—114°06′ E),相对海拔高度 120—810 m,主峰篱笆寨海拔是 811 m,属于中山类型。该地区的年均温为 15.2 ℃,一月均温 0.6 ℃,七月均温 24.7 ℃,年降雨量 1098 mm,大多数集中分布于 4—8 月,年蒸发量 1378.8 mm。该地区是我国北亚热带—暖温带过渡区域,本地区的地带性植被类型为落叶阔叶林和常绿阔叶混交林。但是,原生植被目前

已不存在,现在大多数为次生林。主要的次生林类型有:麻栎(*Quercus acutissima*)—栓皮栎(*Quercus variabilis.*)—枫香(*Liquidambar formosana*)阔叶林,麻栎—马尾松(*Pinus massoniana*)混交林。此外,还有一定数量的马尾松、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)和柳杉(*Cryptomeria fortunei*)等人工林类型。根据气象资料显示,鸡公山地区 2014 年与 2015 年 5—10 月份的空气平均温度分别为 23.2 和 22.8 ℃,这期间的降雨量分别是 757.2、794.4 mm,两年在温度和降雨方面无明显差异。

2 研究方法

2.1 样地选设与布置

2013 年 8 月份在鸡公山国家级自然保护区的麻栎—枫香天然次生林中,选择地势相对平坦,林分特征相对一致的林子,设置 6 个 20 m×20 m 的固定样地,样地彼此间隔在 50 m 以上。在每个样地内随机选定 3 个样点,分别布置 2 个相隔 50 cm、大小为 1 m×1 m 子样地,在其中一个子样地内部安装 1 个土壤呼吸环(直径 10 cm,高 8 cm,埋入土壤深度为 5 cm),以代表土壤总呼吸。将另一个子样地沿四周挖 60 cm 深,宽 30 cm 壕沟,并垂直放入网孔为 200 目的尼龙纱网,以隔断植物根系向子样地内的生长,再将土壤回填压实,并按上述方法在该子样地内安装一个土壤呼吸环,以估算土壤的异养呼吸。

2.2 土壤呼吸及温度湿度测定

样地建设完成后,于 2013 年 9 月开始测定土壤温、湿度和土壤呼吸。在每年的 5 月—10 月生长季期间,使用 Li-8100 对全部土壤呼吸环测定,每 10 d 测定一次。并用其自带的土壤温、湿度探头在测定土壤呼吸时,测定土壤 10 cm 深的土壤温度和土壤湿度。

2.3 虫灾爆发

2014 年 6 月底至 7 月初,在鸡公山地区的落叶阔叶林内爆发了大规模的食叶性害虫,以黄二星舟蛾和栎褐天社蛾为主的栎树食叶害虫对该区域内的绝大多数落叶阔叶林造成严重的危害。由于害虫种群密度极高,林冠层叶片在虫害爆发末期几乎消耗殆尽,食物缺乏导致害虫全部死亡,掉落至地表。利用各样地内用于收集凋落物的凋落物框(大小为 1 m×1 m),将掉入收集框内的害虫尸体收集,并记录尸体数量和害虫粪便重量。通过计算得知害虫数量为:(88.3±6.4)条/m^2,害虫粪便重量为:(417.9±13.2) g/m^2。

2.4 数据处理与分析

将虫灾爆发年份(2014 年)与正常年份(2015 年)的土壤呼吸及土壤温湿度数据进行统计分析。首先,对两年的数据进行正态性和方差齐性检验,满足方差分析的条件。进行单因素方差分析(One-way ANOVA)以确定虫灾爆发年份与正常年份之间不同月份土壤总呼吸、异养呼吸、土壤温度和湿度的差异。利用简单线性回归分析检验土壤呼吸与土壤温度和湿度的关系。统计分析在 SPSS 16.0 中完成。

3 结果与分析

3.1 土壤温度与湿度

2014 年与 2015 年生长季期间的土壤温度均呈抛物线型分布,即在生长季中期的 7 月达到最大值,分别为 24.7 ℃和 24.4 ℃(图 1)。2014 年生长季平均土壤温度比 2015 年高 0.3 ℃(图 1)。在虫灾大规模爆发前,2014 年 5 月和 6 月的土壤温度与 2015 年无显著差异($P > 0.05$)。在虫灾爆发后,即 2014 年 7 月、8 月和 9 月的土壤温度比 2015 年相应的月份分别高 0.26 ℃,0.51 ℃和 0.83 ℃ ($P<0.05$,图 1)。

2014 年与 2015 年的土壤湿度具有不同的变化趋势,虫灾年份(2014 年)的土壤湿度在生长季呈逐渐下降趋势,而 2015 年则基本保持平稳状态(图 1)。在虫灾爆发前,2014 年 5 月土壤湿度比 2015 年 5 月显著高 3.7%($P<0.05$),在虫灾爆发后,当年 7 月份土壤湿度逐渐下降,并低于 2015 年,在 10 月份达到显著水平(降低 8.6%,$P<0.05$, 图 1)。

3.2 土壤呼吸的年际差异

2014 年与 2015 年土壤呼吸具有相似的季节动态,均在 7 月份达到最高值,分别为 6.53、2.84 μmol m^{-2} s^{-1}

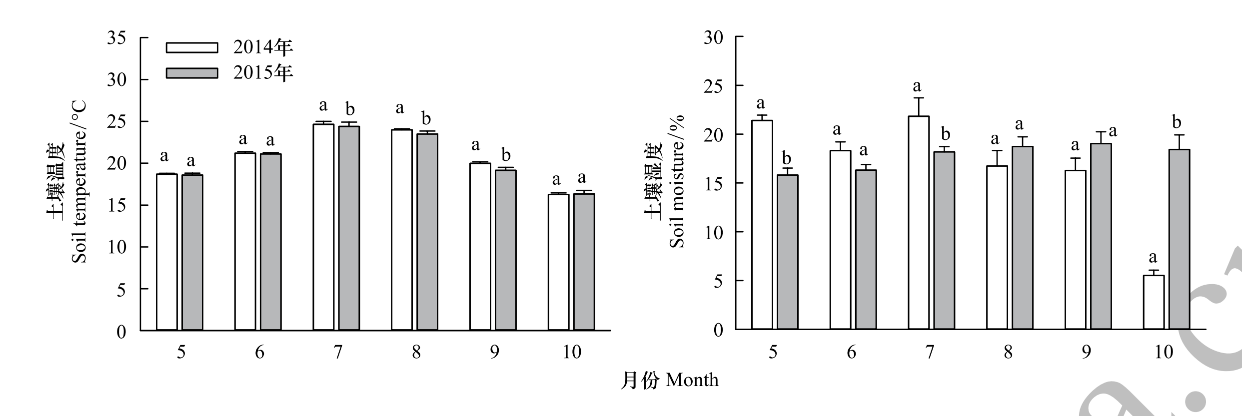


图 1　虫灾爆发(2014)与正常年份(2015)土壤 0—10 cm 温度和湿度的差异

Fig.1　Differences in soil temperature and moisture at 10 cm soil depth between insects plague year (2014) **and normal year** (2015)

图中不同小写字母表示同一月份不同年份之间差异显著(P<0.05);图中数据为平均值±标准误(n=6)

(图 2)。在虫灾爆发前,2014 年 5 月和 6 月的土壤呼吸与 2015 年相应的月份无差异(图 2)。然而当虫灾爆发后,2014 年 7 月的土壤呼吸迅速增加,在之后的几个月份保持较高的碳排放速率,但是其呼吸通量值呈下降的趋势(6.53—2.27 μmol m^{-2} s^{-1})。与 2015 年相比,虫灾爆发导致 2014 年 7、8、9、10 月份的土壤呼吸分别显著提高了 129.9%,77.1%,61.6%和 58.9%(P<0.05, 图 2)。

异养呼吸是土壤呼吸的重要组成部分,分析显示,与正常年份 2015 年相比,虫灾爆发导致生长季土壤总呼吸平均增加了 36.2%。然而,生长季期间的土壤异养呼吸平均增加了 29.7%,显著低于土壤总呼吸的变化(图 3)。逐月来看,虫灾导致的土壤呼吸相对变化量均高于异养呼吸的变化量,由 7 月的 24.2%降低到 10 月份的 15.4%(图 3),二者之间的差异呈逐渐减少趋势。

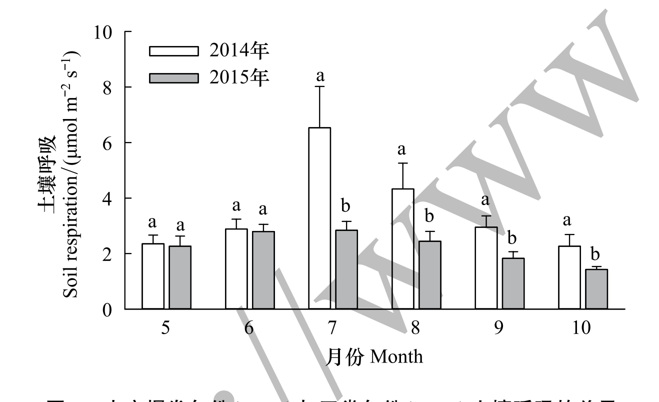


图 2　虫灾爆发年份(2014)与正常年份(2015)土壤呼吸的差异

Fig.2　Differences in soil respiration between insects plague year (2014) **and normal year** (2015)

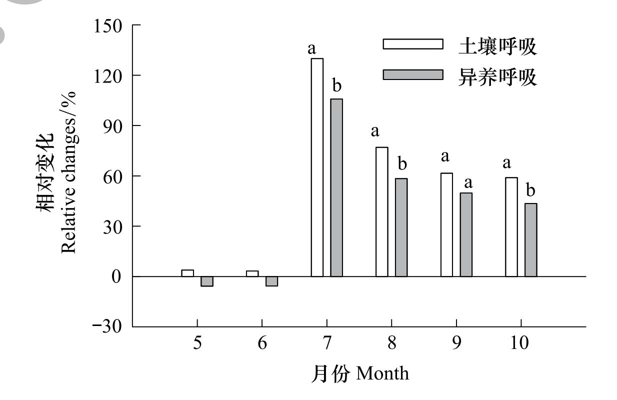


图 3　不同月份虫灾爆发导致土壤总呼吸及异养呼吸的相对变化(相对于 2015 年)

Fig. 3　Relative changes in soil respiration and heterotrophic respiration induced by insects plague among different years (relative to 2015)

3.3　不同年份土壤呼吸与土壤温度和湿度的关系

采用指数模型对土壤呼吸与土壤温度和湿度进行回归拟合,发现在虫灾爆发年份(2014 年),土壤呼吸与土壤温度和土壤湿度均呈显著的正相关(P<0.05,图 4)。而在 2015 年,生长季期间的土壤呼吸仅与土壤温度呈显著的正相关(P<0.05,图 4),而与土壤湿度无显著关系(图 4)。通过土壤呼吸与温度之间的函数关系,计算得到土壤呼吸的温度敏感性,发现 2014 年虫灾爆发时的土壤呼吸温度敏感性为 1.189,显著高于 2015 年的土壤呼吸温度敏感性(1.074)。

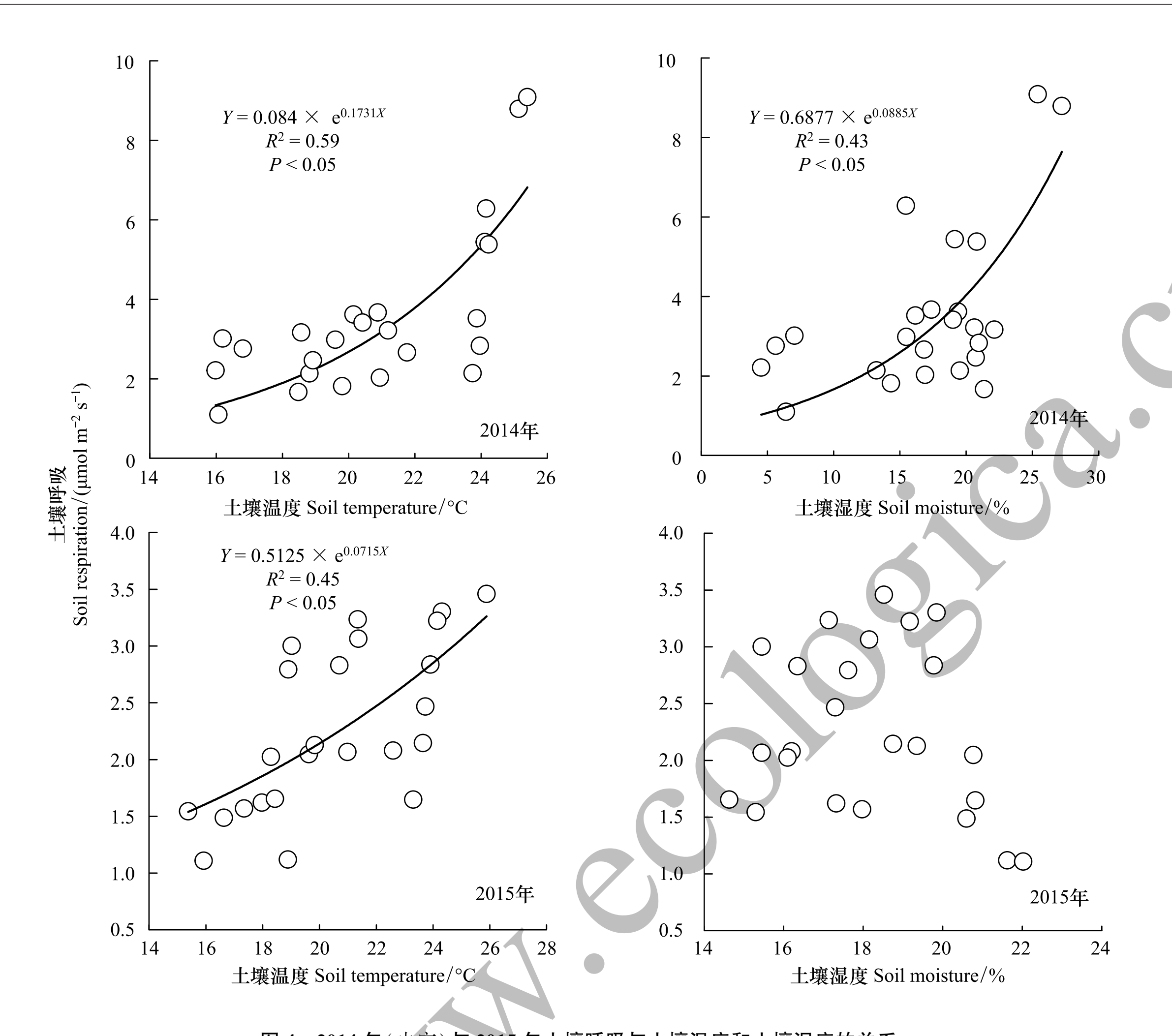


图 4 2014 年(虫灾)与 2015 年土壤呼吸与土壤温度和土壤湿度的关系

Fig.4 Relationships between soil respiration and soil temperature and moisture in 2014 (insects plague) and 2015

4 讨论

在食叶性虫灾爆发之后,土壤碳排放量的变化可归咎于土壤自养呼吸和异养呼吸的综合响应。当植物叶片被害虫大量取食时,植物自身的呼吸作用会大幅下降,甚至消失[20]。同时,由于叶片同化产物的大幅降低,向地下分配的易分解碳也大量减少,因此,植物的根系和根际分泌物产生的呼吸通量可能会减弱[16,20]。然而,本研究中总呼吸的增加量要高于异养呼吸的增加量,暗示着虫灾爆发对于土壤总呼吸的刺激有一部分可能来源于自养呼吸。这与一项在红橡树林(*Quercus rubra*)中的开展的结果相近[21]。后者研究发现,舞毒蛾(*Lymantria dispar Linnaeus*)的大规模爆发可导致土壤呼吸显著增加,并将这种刺激作用归因于根际分泌物以及土壤易分解有机碳的综合效应,而与害虫粪便的数量无明显关系。根系及根际分泌物的增加可能与枝条休眠芽的萌动和新叶的生长有关。另一方面,虫灾的爆发则会对异养呼吸产生显著的刺激。首先,虫灾爆发后,林冠层的透光率大幅增加,地表温度的升高和土壤水分的改善(图 1),很大程度上改善了土壤微生物的活动环境。其次,虫粪便和植物碎屑中含有大量的易分解碳和氮,进入土壤后可提高微生物活性并加速土壤氮的循环,有助于有机碳的分解[18-19];再次,虫粪便中的易分解有机碳有助于提高土壤微生物对氮素的利用效率[18],因此,随着虫粪沉积到地表的氮素会部分的保留在土壤中,有助于土壤有机质在较长时间内保持较高的分解速度。

本研究发现无论虫灾爆发年份还是正常年份,土壤呼吸均表现出明显的季节格局,即虫灾的发生并未改

变这种季节波动,这与前期的相关研究结果是一致的[22]。虫灾爆发导致的土壤呼吸的增加随着环境温度的降低而趋于减弱。因此,这种季节格局可能与区域的背景气候条件有关。

Madritch 等在北方硬叶林中开展的研究表明,天幕毛虫的爆发会导致土壤呼吸显著增加[22]。此外,虫灾爆发引起的虫粪沉降与凋落物添加对土壤呼吸的作用存在明显的差异。在较长的时间跨度上,叶片凋落物对土壤呼吸的刺激作用要高于虫粪便的作用。然而,在较短时间内,尤其是在虫粪/凋落物添加后 1—2 周内,虫粪会导致土壤呼吸显著增加,并高于同期凋落物的作用[22]。虫害爆发对林地土壤呼吸的影响也存在空间差异,这主要与地表植物物种的多样性有关。如果植物叶片属于易消化类型,则虫粪对于土壤微生物活性的作用相对于不易消化的叶片更大[22]。

本研究通过对土壤呼吸的年际对比,分析了食叶性虫灾爆发对于土壤呼吸的影响,就研究方法而言仍然存在一定的不足。首先,作为影响土壤呼吸最为直接的两个因素-土壤温度和湿度,存在一定的年际差异,并与年际间气温和降雨量密切相关。基于该地区的气象资料分析表明 2014 年与 2015 年的气温与降雨量无明显差异,因此年际气候差异对本研究结果可能造成的影响不大。其次,虫粪沉降的施肥效应以及其对林木的影响可能具有一定的持续或滞后效应,进而对虫灾爆发年之后的几年产生影响[23],这种潜在的影响有可能导致本研究结果被低估。例如,在美国 Pennsylvania 橡树林中爆发的食叶性害虫改变了凋落物的季节分配,但是由于叶芽的二次萌发和凋落,总体上却没有改变凋落物的总量[24],这意味着虫灾爆发可能对土壤碳的输入具有积极作用。

5　结论

森林病虫害是影响森林生态系统服务功能和碳收支的重要干扰因素。本研究发现食叶性害虫的爆发可以显著提高土壤的碳排放通量,其刺激作用随着时间的延续而减弱。虫灾爆发在短期内可增加生态系统土壤碳库的碳排放量,近而会影响森林生态系统净碳收支和全球陆地的碳循环过程。因此,森林病虫害对于碳循环的影响应该在全球碳循环的估算和评价中给予重视。

参考文献(References):

[1] Dixon R K, Solomon A M, Brown S, Houghton R A, Trexier M C, Wisniewski J. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. Science, 1994, 263(5144): 185-190.

[2] Pan Y D, Birdsey R A, Fang J Y, Houghton R, Kauppi P E, Kurz W A, Phillips O L, Shvidenko A, Lewis S L, Canadell J G, Ciais P, Jackson RB, Pacala SW, McGuire AD, Piao S L, Rautiainen A, Sitch S, Hayes D. A large and persistent carbon sink in the world′s forests. Science, 2011, 333(6045): 988-993.

[3] Sedjo R A. The carbon cycle and global forest ecosystem. Water, Air, and Soil Pollution, 1993, 70(1/4): 295-307.

[4] Hashimoto S, Carvalhais N, Ito A, Migliavacca M, Nishina K, Reichstein M. Global spatiotemporal distribution of soil respiration modeled using a global database. Biogeosciences Discussions, 2015, 12(5): 4331-4364.

[5] Bond-Lamberty B, Thomson A. A global database of soil respiration data. Biogeosciences, 2010, 7(6): 1915-1926.

[6] Liu Y C, Liu S R, Wang J X, Zhu X L, Zhang Y D, Liu X J. Variation in soil respiration under the tree canopy in a temperate mixed forest, central China, under different soil water conditions. Ecological Research, 2014, 29(2): 133-142.

[7] Zhang X, Zhang Y P, Sha L Q, Wu C S, Tan Z H, Song Q H, Liu Y T, Dong L Y. Effects of continuous drought stress on soil respiration in a tropical rainforest in southwest China. Plant and Soil, 2015, 394(1/2): 343-353.

[8] Huang G, Li Y, Su Y G. Effects of increasing precipitation on soil microbial community composition and soil respiration in a temperate desert, Northwestern China. Soil Biology and Biochemistry, 2015, 83: 52-56.

[9] Nazaries L, Tottey W, Robinson L, Khachane A, Abu Al-Soud W, Sørensen S, Singh B K. Shifts in the microbial community structure explain the response of soil respiration to land-use change but not to climate warming. Soil Biology and Biochemistry, 2015, 89: 123-134.

[10] Xu X, Shi Z, Li D J, Zhou X H, Sherry R A, Luo Y. Plant community structure regulates responses of prairie soil respiration to decadal experimental warming. Global Change Biology, 2015, 21(10): 3846-3853.

[11] Clark K L, Skowronski N, Hom J. Invasive insects impact forest carbon dynamics. Global Change Biology, 2010, 16(1): 88-101.

[12] 梁军, 孙志强, 乔杰, 张星耀. 天然林生态系统稳定性与病虫害干扰——调控与被调控. 生态学报, 2010, 30(9): 2454-2464.

[13] Food and Agriculture Organization of the United Nations. Global Forest Resources Assessment 2011. Rome: FAO, 2011.

[14] Crowley K F, Lovett G M, Arthur M A, Weathers K C. Long-term effects of pest-induced tree species change on carbon and nitrogen cycling in northeastern U. S. forests: A modeling analysis. Forest Ecology and Management, 2016, 372: 269-290.

[15] 刘魏魏, 王效科, 逯非, 欧阳志云. 造林再造林、森林采伐、气候变化、CO_2浓度升高, 火灾和虫害对森林固碳能力的影响. 生态学报, 2016, 36(8): 2113-2122.

[16] Flower C E, Gonzalez-Meler M A. Responses of temperate forest productivity to insect and pathogen disturbances. Annual Review of Plant Biology, 2015, 66(1): 547-569.

[17] Dymond C C, Neilson E T, Stinson G, Porter K, MacLean D A, Gray D R, Campagna M, Kurz W A. Future spruce budworm outbreak may create a carbon source in eastern Canadian forests. Ecosystems, 2010, 13(6): 917-931.

[18] Lovett G M, Canham C D, Arthur M A, Weathers K C, Fitzhugh R D. Forest ecosystem responses to exotic pests and pathogens in eastern North America. BioScience, 2006, 56(5): 395-405.

[19] Eshleman K N, Morgan R P, Webb J R, Deviney F A, Galloway J N. Temporal patterns of nitrogen leakage from mid-Appalachian forested watersheds: Role of insect defoliation. Water Resources Research, 1998, 34(8): 2005-2016.

[20] Brown M, Black T A, Nesic Z, Foord V N, Spittlehouse D L, Fredeen A L, Grant N J, Burton P J, Trofymow J A. Impact of mountain pine beetle on the net ecosystem production of lodgepole pine stands in British Columbia. Agricultural and Forest Meteorology, 2010, 150(2): 254-264.

[21] Frost C J, Hunter M D. Insect canopy herbivory and frass deposition affect soil nutrient dynamics and export in oak mesocosms. Ecology, 2004, 85(12): 3335-3347.

[22] Madritch M D, Donaldson J R, Lindroth R L. Canopy herbivory can mediate the influence of plant genotype on soil processes through frass deposition. Soil Biology and Biochemistry, 2007, 39(5): 1192-1201.

[23] Stevens M T, Lindroth R L. Induced resistance in the indeterminate growth of aspen (*Populus tremuloides*). Oecologia, 2005, 145(2): 297-305.

[24] Grace J R. The influence of gypsy moth on the composition and nutrient content of litter fall in a *Pennsylvania* oak forest. Forest Science, 1986, 32(4): 855-870.